

Г. В. ЗУЕВА

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ КОЛОСА И МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА ПШЕНИЧНО-РЖАНОГО АМФИДИПЛОИДА, ВЫРАЩЕННОГО НА КАМЕННОУГОЛЬНОЙ ЗОЛЕ

Скрещивание таких хозяйственно ценных видов, как пшеница и рожь, представляет большой интерес для селекции. Первое поколение пшенично-ржаных гибридов обычно бесплодно, так как в процессе мейоза в период конъюгации хромосомы не имеют своих гомологов. Удвоение числа хромосом при помощи колхицина (колхицин действует на веретено, подавляя цитокинез в процессе митоза) приводит к образованию амфидиплоидов, содержащих в соматических клетках диплоидное число хромосом обоих родителей. Такие дважды гибриды плодovиты, но небольшая степень генетических расщеплений и ряд отрицательных свойств (череззерница колоса, щуплость зерна) снижают практическую ценность пшенично-ржаных амфидиплоидов. Работы по использованию амфидиплоидов для создания новых сортов культурных злаков ведутся в нашей стране В. Е. Писаревым (1960, 1963), А. Р. Жебраком (1962), А. И. Державиным (1960), А. Ф. Шулындиным (1965, 1966), в Швеции — А. Мюнцингом (1955), в Англии — группой Райли (Biley и Charman, 1957). В основном используется метод гибридизации амфидиплоидов с пшеницами с последующим отбором, созданием оптимальных условий для прохождения стадий развития растений, особенно для премейотических стадий.

Выращивание растений в крайне неблагоприятных условиях дает нам возможность выявить критические периоды в процессе их развития, изучить закономерности развития наследственных и изменчивых признаков. Для изучения морфологических изменений в генеративных процессах в зависимости от условий выращивания был взят яровой пшенично-ржаный амфидиплоид 25 АД 20/1—60 В. Е. Писарева.

Посев был произведен 25 мая 1966 г. вручную в 3—4 см между семенами и 20 см между рядами в двух вариантах опыта: на чистой золе и на золе с 2-сантиметровым покрытием почвой. В фазе коло-

шения соцветия (колосья) амфидиплоида были зафиксированы в смеси Карнуа, а затем через 12 часов переведены в 70-градусный спирт, где хранились до исследования. Процесс развития мужского гаметофита изучался на временных ацето-карминовых препаратах с последующим фотографированием фотоаппаратом «Зенит С» при увеличении микроскопа 40+15 с использованием переходного кольца и фотопленки чувствительностью 130 единиц. Измерение размеров пыльца проводилось окулярмикрометром. Средняя арифметическая вычислялась из 25 измерений в одном препарате в сорокакратной повторности (40 препаратов).

Каменноугольная зола Южно-Кузбасской ГРЭС по механическому составу близка к песчаным почвам (45,54% составляет физический песок с размером частиц 0,01 мм). Обладает большой водопроницаемостью, благодаря чему атмосферные осадки быстро просачиваются в нижележащие слои, а верхние слои быстро высыхают в силу бесструктурности золы. Влажность субстрата в течение вегетационного периода колебалась по вариантам на чистой золе 33,4—36,7%, на золе с 2-сантиметровым покрытием почвой — 27,3—35,1% (итоги исследования по консервации пылящей поверхности золоотвала Южно-Кузбасской ГРЭС, г. Калтан, отчет-рекомендация, 1966 г.).

Агрохимический анализ каменноугольной золы, проведенный почвенной лабораторией УралНИИСХоза, выявил ничтожно малое количество подвижного калия (0,4 мг/100 г по Масловой) и валового азота (1,14% по Кьельдалю), достаточное количество подвижного фосфора (15,8 мг/100 г по Качинскому) и рН солевое 7,8 (Тарчевский В. В., 1967). Гумус в золе фактически отсутствует.

Таким образом, каменноугольная зола по содержанию растворимых элементов питания является крайне неблагоприятным субстратом для существования растений, несмотря на большое количество макро- и микроэлементов.

Пшенично-ржаный амфидиплоид 25 АД 20/1—60 относится к яровому типу пшениц (Писарев, 1960). Известно, что заложение и формирование колоса главного побега у яровых сортов пшениц начинается на самых ранних фазах развития растений. При благоприятных внешних условиях в течение двух недель от посева, в фазе трех листьев, уже определяется число колосков в будущем колосе (Зуев, 1966). Условия минерального питания растений в этот период оказывают значительное влияние на структуру формирующегося колоса (Зуев, 1959; Латухина, 1958; Нигматуллин, 1959).

Проанализировав структуру колоса растений пшенично-ржаных амфидиплоидов в фазе колошения, находим, что по длине колоса, по количеству структурных элементов колоса растения обоих вариантов сильно отличаются. Особенно велика разница между вариантами по количеству развитых колосьев (табл. 1).

Влажность субстрата в течение вегетационного периода незначительно колебалась по вариантам и была для начальных этапов развития растений в пределах физиологической нормы. Данные

Структура колоса пшенично-ржаного амфидиплоида

Вариант	Длина колоса, см	Количество колосков в колосе, всего	Количество развитых колосков в колосе	Количество цветков в колосе	Количество развитых цветков в колосе
Чистая зола	5,00	8,00	4,62	9,75	2,62
Зола + почва . . .	9,00	11,80	6,00	21,00	15,60

анализов (спектрального и агрохимического) показывают, что каменноугольная зола бедна подвижными формами элементов питания, азот и гумус в ней фактически отсутствуют. Установлено, что недостаток NPK, особенно азота, в начальный период развития отрицательно сказывается на формировании колоса. Азот не задерживает темп развития конуса нарастания, но снижает количество элементов колоса (Зуев, 1959). Некоторые авторы ведущую роль в процессах новообразования тканей отдают фосфору (Латухина, 1958). В золе имеется относительно достаточное количество фосфора, но растение не может в полной мере использовать его в силу корреляционных отношений в процессе усвоения элементов питания.

Степень развития и фертильность цветков находится в еще большей зависимости от условий питания, что ярко выражено в варианте на чистой золе. Растения сильно реагируют на недостаток почвенной влаги и минерального питания в период от образования тетрад материнских клеток пыльца до колошения (Заблуда, 1948; Сказкин, 1960, 1961; Нигматуллин, 1959). Недостаток питательных веществ ведет к тому, что уже почти сформированные пыльники начинают дегенерировать, содержимое их реутилизируется соседними цветками, физиологически более активными. В варианте на чистой золе цветков с дегенерирующими пыльниками, представленными только эпидермальными мешочками, без содержимого, в каждом колосе встречается от 3 до 5.

Изучение формирования мужского гаметофита проводилось только на морфологически развитых пыльниках. Процесс мейоза не был захвачен. Наличие нормальных тетрад и молодых микроспор дает возможность предположить, что мейоз в микроспороцитах протекал нормально или в силу неблагоприятных условий развитие клетки с нарушением мейозом останавливалось. Нарушение метаболических процессов из-за недостатка элементов минерального питания и влажности субстрата приводит к ненормальному развитию молодых микроспор в варианте на чистой золе. В отдельных пыльниках встречаются полностью сморщенные микроспоры, не сформировавшие оболочку, и тапетум в запоздавшей стадии митотической активности (рис. 1, а). Иногда, наоборот, оболочка микроспоры формировалась очень толстой, содержимое микроспоры представляло бесформенный сгусток протоплазмы и ядерного вещества (рис. 1, б).

В варианте с покрытием золы почвой развитие молодых микроспор протекало более нормально, чем на чистой золе, но встретился особый способ развития микроспор внутри оболочки микроспороцита (рис. 1, в). Микроспоры развивались в оболочке микроспороцита и уже имели собственную оболочку (интину и экзину), развивающуюся пору, центральную вакуоли еще не было и ядро находилось в центре. У злаковых перед распадом тетрад происходит лизис оболочки как микроспороцита, так и оболочки тапетума и образованной в результате мейоза оболочки тетрады. Предполагается, что одновременный лизис всех оболочек происходит под действием ферментов (Лодкина, 1957). Для некоторых видов растений (*Dra-coscephalum moldavicum* L.) отмечено развитие микроспор до образования собственной оболочки внутри оболочки микроспороцита как норма (Панютина-Мухина, 1963).

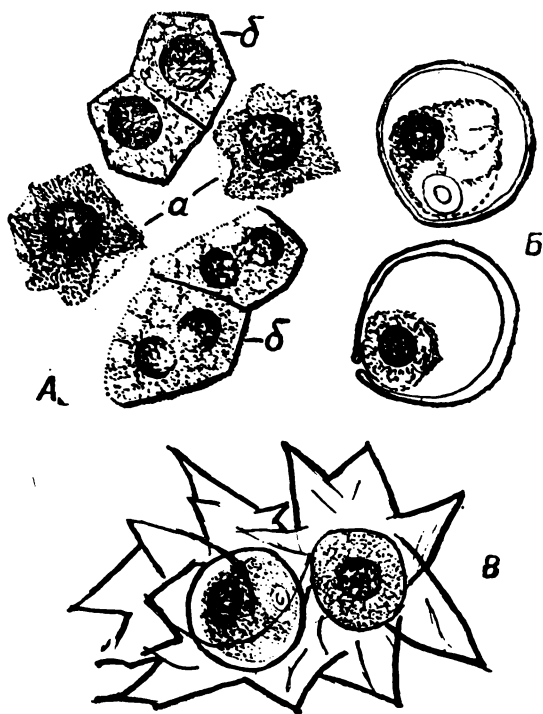


Рис. 1. Нарушения в развитии микроспор: А, а — сморщенные микроспоры без оболочки; А, б — тапетальные клетки; Б — микроспоры с толстой оболочкой и дегенерирующим содержимым; В — одноядерные микроспоры среди разорванных оболочек микроспороцита.

После образования оболочек и поры начинается вакуолизация протоплазмы: мелкие вакуоли сливаются в одну центральную вакуоль, которая оттесняет ядро с большим количеством протоплазмы к стенке микроспоры. Нарушения на одноядерной стадии в период вакуолизации имеются в обоих вариантах, но в варианте на чистой золе они более отчетливо выражены: образование центральной вакуоли задерживается или совсем не происходит. По размерам микроспоры с нарушенным метаболизмом не отличается от нормальных, но содержимое их бесструктурно, вакуоли нет, ядро начинает пикнотизироваться. На одноядерной стадии встречается много уже пустых микроспор, вероятно, опустевших в результате цитомиксиса (перемещения со-

держимого одной микроспоры в другую). Цитомиксис возникает на фоне дефицита питательных веществ и выступает как механизм, способствующий развитию более физиологически активных микроспор в ущерб более слабым.

В варианте на чистой золе встречаются пыльники с задержанным на одноядерной стадии развитием микроспор и с разрушающимся субэпидермальным слоем, содержимое клеток которого разделено на бесформенные сгустки. В таком пыльнике все ткани постепенно разрушаются за исключением эпидермиса, и пыльник остается в виде пустого эпидермального мешочка.

Микроспоры, нормально перенесшие критический период вакуолизации, приступают к дифференцированному митозу, в результате чего образуются вегетативная и генеративная клетки. Линзовидная генеративная клетка после перемещения вегетативного ядра в противоположный конец микроспоры начинает углубляться в вегетативную клетку. В одном препарате встречаются двуядерные и одноядерные микроспоры. Размер одноядерных микроспор (диаметр — 40 мк) меньше двуядерных (диаметр — 45 мк). Не одновременное развитие микроспор является следствием недостатка питательных веществ и влаги, поступающих в растение из каменноугольной золы.

Нормально развитое пыльцевое зерно имеет гомогенное содержимое, вегетативное ядро и два спермия, интенсивно окрашенных ацетокармином. Такие пыльцевые зерна жизнеспособны.

Слабое развитие растений на каменноугольной золе можно объяснить не столько недостатком влаги, сколько отсутствием такого важного элемента питания, как азот, от наличия которого зависит усвоение других элементов питания. На отсутствие азота, как на причину отставания развития растений, указывает В. В. Тарчевский (Тарчевский, 1967). Ведущая роль азота в развитии растений общеизвестна (Прянишников, 1945; Ратнер, 1955; Gauch, 1957). При отсутствии азота нарушается корреляция усвоения подвижных форм элементов питания. Опыты на золоотвале тепловой электростанции Хемс в Англии (Тарчевский, 1967) показали, что растения, выращенные на каменноугольной золе, имеют меньше азота, фосфора, калия, а некоторые элементы содержатся в них в повышенных количествах, особенно Al, Mn. Недостаток питательных веществ обнаруживается не только на морфологической структуре растения, но и при изучении структур клеточного уровня. Формирование мужского гаметофита проходит в строгой зависимости от уровня почвенной влажности и минерального питания. Критическими периодами к недостатку влаги и элементов питания в развитии мужского гаметофита можно считать следующие стадии: ранее отмеченную некоторыми авторами (Заблуда, 1948; Сказкин, 1960, 1961) стадию тетрад, точнее стадию формирования оболочек молодых микроспор; одноядерную стадию микроспоры до образования центральной вакуоли (период вакуолизации микроспоры) и стадию перед дифференцированным митозом (премитотический период). Критические

периоды связаны с более интенсивным метаболизмом клетки в процессе формирования мужского гаметофита. Дегенерация содержимого на однойдерной стадии отмечается у растений с мужской стерильностью и у самоопыленных линий (Устинова, 1959; Симоненко и Колесников, 1965; Савченко, 1966).

ВЫВОДЫ

Выращивание пшенично-ржаного амфидиплоида 25 АД 20/1—60 на каменноугольной золе показало, что общие закономерности развития растений в зависимости от условий питания ярко выражены. Формирование структурных элементов колоса зависит от наличия в золе подвижных форм элементов питания. Отсутствие азота уменьшает количество структурных элементов колоса и снижает степень развития и фертильности цветков. Развитие мужского гаметофита зависит от условий минерального питания и влажности субстрата. Нарушение метаболизма в клетках-микроспорах из-за недостатка питательных веществ и влажности приводит к дегенерации микроспор.

Незначительное улучшение условий выращивания (вариант с покрытием золы почвой) закономерно проявляется на увеличении структурных элементов колоса и на более нормальном развитии мужского гаметофита пшенично-ржаного амфидиплоида.

ЛИТЕРАТУРА

- Державин А. И., 1960. Отдаленная гибридизация растений.— Тр. совещ. по отд. гибридизации. М.
- Жебрak А. Р., 1962. В кн.: Полиплоидия у растений. М., АН СССР.
- Заблуда Г. В., 1948. Засухоустойчивость хлебных злаков в разные фазы их развития. Свердловское обл. изд-во.
- Зуев Л. А. и Грушешая Т. Н., 1959. Влияние условий питания яровой пшеницы в начальный период развития на формирование колоса.— Докл. высшей школы, биол. науки, № 2.
- Зуев Л. А. и Грушешая Т. Н., 1966. Влияние условий питания яровой пшеницы в начальный период развития на обмен и формирование колоса.— В сб.: Биология и возделывание сельскохозяйственных культур, МГУ.
- Итоги исследования по консервации пылящей поверхности золотавала Южно-Кузбасской ГРЭС г. Калтан, Отчет-рекомендация, 1966.
- Латухина О. А., 1958. Влияние условий фосфорного питания на формирование колоса яровой пшеницы.— В сб.: Фосфорные удобрения. НИУИФ, вып. 159, М.
- Лодкина М. М., 1957. Особенности развития тычинок пшеницы и лилии в связи с общей физиологией цветка. Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 7, вып. 4.
- Миляева Э. Л., 1965. К вопросу о цитомиксисе в процессе микроспорогенеза.— Бюл. Гл. ботан. сада, вып. 59.
- Нигматуллин Ф. Г., 1959. К вопросу о формировании колоса у яровой мягкой пшеницы.— «Агробиология», № 2.
- Панютина-Мушина В. Н., 1963. Некоторые данные по цитозембриологии *Dracoscephalum moldavicum* L.— Бюл. МОИП, т. 42 (2).
- Писарев В. Е., 1960. Селекция высокобелковых и сильных пшениц.— В сб.: Отдаленная гибридизация растений. М., Сельхозгиз.

Писарев В. Е., Жилкина М. Д., 1963. Использование полиплоидии в перестройке геномного состава мягкой пшеницы.— «Селекция и семеноводство», № 4.

Ратнер Е. И., 1955. Питание растений и применение удобрений. АН СССР.
Савченко Н. И., 1966. Изучение микроспорогенеза у линий озимой пшеницы с ЦМС. Тезисы докл. совещ. по состоянию и перспективам развития генетики и генетических основ селекции. Киев, «Наукова Думка».

Симоненко В. К. и Колесников С. М., 1965. Биология развития пыльника и пыльцевого зерна кукурузы.— В сб.: Биология оплодотворения и гетерозиса культурных растений, вып. 3. Кишинев, «Карта Молдовеняскэ».

Сказкин Д. Ф., 1960. Влияние элементов минерального питания на устойчивость хлебных злаков к недостатку воды в почве в различные периоды их развития. В сб.: Физиология устойчивости растений. М.

Сказкин Д. Ф., 1961. Критический период у растений к недостатку водоснабжения. М., АН СССР.

Тарчевский В. В., 1967. Закономерности формирования фитоценозов на промышленных отвалах (рукопись докторской диссертации). Свердловск.

Устинова Е. И., 1959. К изучению мужской стерильности у кукурузы.— Докл. АН СССР, т. 127, № 3.

Шулындин А. Ф. и Егамбердиев А. Е., 1965. Скрещиваемость, плодovitость и особенности мейоза гибридов и пшенично-ржаных амфидиплоидов с озимыми мягкой и твердой пшеницами.— В сб.: Цитология и генетика. Киев, «Наукова Думка».

Шулындин А. Ф. и Наумова Л. Н., 1966. 42-хромосомные амфидиплоиды твердой пшеницы с рожью.— В сб.: Цитология и генетика, вып. 2. Киев, «Наукова Думка».

Gauch Hugh G. 1957. Mineral nutrition of plants. Annual Rev. Plant Physiol., v. 8, 31—64.

Riley R., Chapman V., 1957. The comparison of wheat-rye and wheat-Aegilops amphidiploids. Jour. Agr. Sci., v. 49, № 2, 246—250.